

学校编码: 10384

分类号_____密级_____

学 号: 21720091152216

UDC_____

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

Cd 胁迫下桐花树幼苗的解剖结构响应及镉
的累积分布变化

Anatomical Responses, Cadmium Accumulation and
Distribution in *Aegiceras corniculatum* (L.) Seedlings under
Cd Stress

刘 涛

指导教师姓名: 严重玲 教授

专 业 名 称: 植 物 学

论文提交日期: 2012 年 6 月

论文答辩日期: 2012 年 6 月

答辩委员会主席: _____

评 阅 人: _____

2012 年 6 月

厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下,独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果,均在文中以适当方式明确标明,并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外,该学位论文为()课题(组)的研究成果,获得()课题(组)经费或实验室的资助,在()实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称,未有此项声明内容的,可以不作特别声明。)

声明人(签名):

年 月 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

（ ） 1.经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，
于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。

（ ） 2.不保密，适用上述授权。

（请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。）

声明人（签名）：

年 月 日

目 录

摘 要	I
Abstract.....	i
第一章 前言	1
1.1 红树林重金属研究现状	1
1.1.1 重金属对红树植物影响的研究	1
1.2 重金属对植物结构的影响	3
1.2.1 重金属对植物根系形态结构的影响	3
1.2.2 重金属对根外皮层和内皮层的影响	4
1.2.3 重金属对植物叶片结构的影响	7
1.2.4 重金属对红树植物的生长形态结构的影响	8
1.3 重金属在植物中的分布	8
1.3.1 植物对重金属的吸收与分布特征	8
1.3.2 红树植物对重金属的吸收与分布特征	9
1.4 重金属的原位可视化研究	10
1.4.1 组织化学技术	10
1.4.2 射线自显影法	11
1.4.3 激光消融结合电感耦合等离子质谱分析 (LA-ICP-MS)	11
1.4.4 次级离子质谱分析法 (SIMS)	12
1.4.5 质子激发 X 射线分析 (PIXE)	12
1.4.6 扫描电镜 (SEM) 结合能谱分析	12
1.5 研究目的意义及主要内容	13
第二章 材料与方法	15
2.1 红树幼苗的培养与试验处理	15
2.2 植物解剖结构的观察	15
2.2.1 试验材料的采集	15
2.2.2 光学显微镜样品的制备和制片	15

2.2.3 根系内皮层外皮层的染色观察.....	16
2.2.4 解剖结构数据的测量.....	16
2.2.5 扫描电镜样品的制备和制片.....	16
2.3 桐花树幼苗根尖中 Cd 的分级	16
2.3.1 根尖质外体汁液和共质体组分的提取.....	16
2.3.2 细胞壁不同结合态和残渣中 Cd 的提取.....	17
2.3.3 Cd 含量的测定	17
2.4 数据统计分析.....	17
第三章 结果与讨论	18
3.1 桐花树幼苗解剖结构对重金属 Cd 胁迫的响应	18
3.1.1 桐花树幼苗叶片结构对 Cd 胁迫的响应.....	18
3.1.2 桐花树幼苗根结构对 Cd 胁迫的响应.....	24
3.2 重金属 Cd 在桐花树幼苗中的吸收和分布	29
3.2.1 不同器官中的 Cd 含量.....	29
3.2.2 Cd 在根尖的区域化分布	31
3.3 Cd 在桐花树根系组织中的分布	39
第四章 结论与展望	42
4.1 主要结论.....	42
4.2 研究特色与创新.....	43
4.3 不足与展望.....	44
参 考 文 献	45
图 版.....	55
致 谢	60

Content

Abstract(in Chinese)	I
Abstract(in english)	i
chapter I Introsuction	1
1.1 Heavy metal pollution in mangrove ecosystem	1
1.1.1 Effect of heavy metals on mangrove plants	1
1.2 Effect of heavy metals on plant anotomy	3
1.2.1 Effect of heavy metals on root anotomy	3
1.2.2 Effect of heavy metals on endodermis and exodermis	4
1.2.3 Effect of heavy metals on leaf anotomy.....	7
1.2.4 Effect of heavy metals on mangrove plant anotomy.....	8
1.3 Accumulation and distribution of heavy meatal in the plant	8
1.3.1 Accumulation and distribution of heavy meatal in the plant.....	8
1.3.2 Accumulation and distribution of heavy meatal in the mangrove plant	9
1.4 In situ analysis of heavy metals in plants	10
1.4.1 Histochemical techniques	10
1.4.2 Autoradiography	11
1.4.3 Laser ablation (LA)-ICP-MS (LA-ICP-MS)	11
1.4.4 Secondary ion mass spectrometry (SIMS).....	12
1.4.5 Proton/particle induced X-ray emission (PIXE)	12
1.4.6 Scanning electron microscopy combined with energy-dispersive X-ray spectroscopy(SEM-EDX)	12
1.5 Aims and contents of the thesis	13
Chapter II materials and methods	15
2.1 Plant culture and experimental design	15
2.2 Procedure for microscopic study	15
2.2.1 Sampling of plants	15
2.2.2 Light microscopy	15
2.2.3 The staining endodermis and exodermis.....	16
2.2.4 Measurements of the anatomical characteristics.....	16
2.2.5 Sampling of the plants for SEM-EDX	16

2.3 Fractionation of Cd in root tips of seedlings.....	16
2.3.1 Extraction of the apoplast and symplast sap	16
2.3.2 Extraction of Cd from cell wall	17
2.3.3 Measurement of Cd concentrations	17
2.4 Statistical analysis	17
Chapter III Results and Discussion	18
3.1 Effect of Cd on plant structural changes	18
3.1.1 Effect of Cd on plant leaf structural changes	18
3.1.2 Effect of Cd on plant root structural changes	24
3.2 Accumulation and distribution of Cd in plants.....	29
3.2.1 Accumulation of Cd in different organs.....	29
3.2.2 Distribution of Cd comartmentation in root tips.....	31
3.3 Distribution of Cd in the root tissues	39
chapter IV Conclusions and Prospect	42
4.1 Main conclusions.....	42
4.2 Innovation of the study	43
4.3 Disadvantage and prospect	44
References	45
Plate.....	55
Acknowledgements	60

摘 要

已有的研究表明,植物的根叶结构在调控重金属的吸收、运输和转运上起着重要的作用;同时,进入植物体内的重金属通过与特定的细胞组分结合,可以改变重金属的细胞毒性。有鉴于此,本研究以红树植物桐花树为试验材料,通过光学显微镜、扫描电子显微镜(SEM-EDX)技术,研究了不同Cd浓度处理下(0, 0.5, 2.5, 5mg L⁻¹),桐花树解剖结构对Cd胁迫的响应变化;采用渗透离心法分离亚细胞组分,分析了不同Cd浓度处理下,Cd在桐花树中的亚细胞分布特征。以求探讨桐花树对Cd胁迫的解剖结构响应变化规律及剖析Cd在红树植物体内亚细胞分布特征与Cd耐性之间的关系。研究主要结论如下:

1. Cd胁迫诱导了叶片的“旱生化”解剖结构特征。Cd 0~5 mg L⁻¹范围内,桐花树叶片近轴端和远轴端角质层随Cd处理浓度的升高而显著增厚。Cd 0.5~5mg L⁻¹范围内,上表皮的厚度与叶片厚度的比值亦呈逐渐增大趋势。在Cd 0~2.5mg L⁻¹范围内,Cd对近轴端、远轴端下皮组织和栅栏组织没有显著影响,叶片随Cd处理浓度的升高逐渐加厚,一定浓度的Cd促进了叶片的生长。但在Cd 5 mg L⁻¹处理条件下,近轴端下皮组织和叶片的厚度显著下降,叶片的生长被抑制。Cd 5 mg L⁻¹处理组,栅栏组织厚度和栅栏组织与海绵组织的厚度的比值显著增加。这说明高浓度Cd胁迫下,桐花树叶片在解剖结构特征上仍维持较高的光合作用水平。Cd胁迫使叶中导管的直径缩小,数量减少,叶片输导水分效率降低。

2. Cd 0~5mg L⁻¹范围内,根系表皮、外皮层、内皮层的相对厚度随着Cd处理浓度的升高显著增加。Cd 0~2.5mg L⁻¹范围内,皮层相对厚度没有明显变化。但是在Cd5mg L⁻¹处理组,皮层和根直径的厚度显著下降,这说明高浓度Cd抑制了根中细胞的分裂和生长,Cd毒害作用在根部体现。Cd胁迫使外皮层、内皮层以及木质部的栓质化和木质化程度加深,根系透性降低。在低、中Cd处理浓度下,桐花树根系表现较强的抗性,但是超过一定的Cd浓度时,Cd对根的毒害作用加强。

3. 试验条件下,Cd在桐花树不同器官中的累积浓度为:根 > 茎 > 叶;相

同 Cd 处理浓度下,根中 Cd 含量远大于茎和叶,根是桐花树累积 Cd 的主要器官。各器官(根、茎、叶) Cd 含量均随着 Cd 处理浓度的升高而增加。

4. SEM-EDX 原位分析 Cd 的组织分布结果显示,从根表皮到根中柱, Cd 的含量变化呈现先上升后下降的趋势。Cd 的含量在根系外皮层细胞中达到最高值,然后在皮层中显著下降。中柱木质部细胞 Cd 的含量显著低于内皮层细胞。这说明外皮层和内皮层结构的存在,可有效降低了 Cd 的吸收和运输。

5. Cd 在根尖的亚细胞分布结果显示,质外体是根尖累积 Cd 的主要部位,共质体组分中的 Cd 只占总 Cd 含量一小部分(6.7~8.4%)。质外体组分中,大部分的 Cd 与细胞壁结合,占总 Cd 含量的 90%以上。细胞壁中 $\text{Na}_3\text{citrate}$ 提取态 Cd 含量最高(>60%) BaCl_2 提取态 Cd 含量其次(>20%), HCl 提取态和残渣态 Cd 含量很少, Cd 在细胞壁中主要以稳定的结合态存在。随着 Cd 处理浓度的升高,桐花树根尖共质体组分中的 Cd 含量占总 Cd 比例下降。Cd 胁迫下,更多的 Cd 结合到非原生质体结构中,这在一定程度上缓解了 Cd 对细胞的毒害作用。

关键词: Cd; 桐花树; 解剖结构

Abstract

The anatomical features of roots and leaves play an important role in the regulation of uptake, transport and transplant of heavy metals. And the heavy metals will change their toxicity when combined with other component in the cells. However the anatomical responses to heavy metals and the sub-cellular distribution of heavy meals of mangrove plants are rarely reported. Therefore, *Aegiceras corniculatum* seedlings which are common in Fujian province were used for pot experiment treated with Cd (Cd concentrations: 0, 0.5, 2.5, 5 mg L⁻¹) in the greenhouse. The anatomy of *A. corniculatum* were investigated using optical microscopy and scanning electron microscope (SEM-EDX); we used a centrifugal method for extracting different cell components to detect the subcellular distribution of Cd. The aims of this research are, therefore, to investigate the relationships between plant anatomy and Cd distribution and localization in mangrove seedlings, in order to provide new evidence regarding metal tolerant mechanisms in mangrove plants.

The main results were as follows:

1. Cd induced a xeromorphic feature in the leaves of *A. corniculatum*. The increase of epidermis and cuticle thickness might be a response to the ‘physiological drought’ caused by cadmium stress. Upper and lower cuticle thickness increased with increasing Cd concentrations in the nutrient solution. And the cuticle to leaf thickness ratio had the same tendency. Epidermis thickness showed the highest in Cd 5 mg L⁻¹. However, Cd decreased the thickness of upper hypodermis which supposed to be the water storage tissue in the highest concentration Cd 5 mg L⁻¹. Thus, the capacity for the water storage of leaves was weakened. Palisade tissue to leaf thickness increased with increasing Cd concentrations. On a certain cadmium concentration range, the leaf thickness increased as Cd concentrations increasing. But it decreased in a higher Cd concentration (5 mg L⁻¹) due to the cadmium toxicity. On the contrary, palisade tissue thickness increased remarkably in Cd 5 mg L⁻¹. Palisade-spongy ratio increased with increasing Cd concentrations. The leaf anatomical features of *A. corniculatum* still enabled photosynthesis. The diameters and numbers of the xylem in the leaves were reduced by Cd. It decreased the water transport efficiency, however, reduced the water loss by transpiration.

2. Root epidermis, exodermis and endodermis relative thickness increased with increasing Cd concentrations. The cortex thickness and root diameter reduced significantly in higher Cd concentrations. It indicated that Cd stress inhibit the cell growth and division at high level. Significant increases of lignification and suberization within exodermis, endodermis and stele were observed in roots. These anatomical changes enhanced the safety of ions uptake.

3. The Cd content of organs (roots, stems, leaves) increased with increasing Cd concentrations. The accumulation concentrations of Cd in different parts of *Aegiceras corniculatum* seedlings can be ranked as follows: root > stem > leaf. It indicated that roots were the main sites for cadmium localization and they restricted the cadmium translocation from roots to shoots.

4. The results obtained from SEM-EDX in situ analysis indicated that the exits of endodermis and exodermis reduced the uptake and accumulation of cadmium in roots. Cd relative concentration was highest in the exodermis and it decreased in the cortex gradually. Cd concentration decreased significantly from the endodermis to the xylem tissue.

5. In the fraction of Cd compartmentation we found that the total root-tip contents of Cd mainly distributed in the apoplast and the most of Cd in the apoplast was bound to cell wall (above 90%). The Cd content of symplastic components accounts for a small part (6.7~8.4%). Most of the cadmium form bound to cell walls was Na₃citrate-extractable (>60%) , it indicated that cell wall cadmium binding form was stable. In our study, the ratio of Cd in the symplast was found to be reduced with increasing Cd concentrations. Maybe more Cd was bound to the non-cytoplasm tissues when plants were exposed to heavy metals. It would help alleviate the Cd toxicity to some degree.

Keywords: Cadmium; *Aegiceras corniculatum*; Anatomy

第一章 前言

1.1 红树林重金属研究现状

红树林是分布在热带、亚热带海岸河口潮间带的木本植物群落，是重要的初级生产者，对维护海岸河口湿地的生态平衡起着非常重要的作用。由于红树林生长的独特潮间带环境，经过长期的演化，红树林群落与其所在的生境相互联系相互作用，形成了高度适应和特化的红树林生态系^[1]。红树林湿地沉积物具有高有机质含量、高硫含量、低的氧化还原电位高粘粒和高的细有机碎屑颗粒含量等特点。同时，红树植物发达的根系如板根、支柱根、呼吸根，能有效降低潮水的流速，使含有大量重金属物的小粒径无机或有机更易沉积于红树林下^[1-6]。这使得红树林沉积物成为重要的重金属污染物的源和汇^[3, 7]。

随着沿海地区经济的发展，工业发展特别是采矿冶金业发展速度加快，人口大量增加，大量的富含重金属的污染物随河流，降雨或者潮汐输入红树林湿地，给红树林生态系造成了很大的环境负荷^[8-10]。红树林生态系统中的重金属污染问题引起了国内外广泛的关注。由于红树林生境中沉积物具有的高还原性以及高硫含量和高粘粒含量等特征使其能够固化吸附大量的重金属污染物，红树林区内大量的凋落物能够通过离子吸附、螯合絮凝沉淀结合吸附大量重金属^[1, 3, 11]，同时红树植物也对重金属有高的耐受性如大红树^[12]红海榄、白海榄雌^[13]、秋茄、桐花和白骨壤^[14]等有着强的富集能力^[15, 16]。这使得红树林湿地成为河口海岸生态系统重要的重金属污染防治生态屏障，减少了重金属污染物的扩散。

1.1.1 重金属对红树植物影响的研究

由于野外实地研究重金属对成年红树植物对污染物的反应难度较大，因此研究红树植物对重金属污染的影响多是在幼苗试验基础上开展。大量的研究表明红树植物本身对重金属有较高的耐性。Walsh 等 1979 年采用人工模拟室内土培研究多种重金属对大红树 (*Rhizophora mangle*) 幼苗生长的影响，发现大红树对重金属 Pb、Cd 和 Hg 的耐受浓度分别高达 250、500、1000 $\mu\text{g g}^{-1}$ 时，并未见明显受害症状^[12]。Thomas 等 (1984) ^[17]发现在砂培条件下，红树植物红茄苳 (*R. macronata*) 和白海榄雌 (*Avicennia alba*) 幼苗能忍受高达 500 mg L^{-1} 的 Pb 和 Zn。

陈荣华和林鹏（1989）^[14]研究发现 $1 \text{ mg L}^{-1} \text{ Hg}$ 对秋茄（*Kandelia obovata*）、桐花树（*Aegiceras corniculatum*）和白骨壤（*Avicennia marina*）这三种红树种苗的生长没有表现毒害作用， $10 \text{ mg L}^{-1} \text{ Hg}$ 仅影响了桐花树和秋茄的萌芽时间；说明红树种苗的萌芽生长对 Hg 具有较高的抗性。郑逢中等（1992）^[15]研究表明秋茄幼苗能在 Cd 浓度为 50 mg kg^{-1} 的人工沉积物上生长，表明秋茄耐镉性较强，是一种较好的抗镉污染植物。针对红树植物对重金属的高耐性，学者提出了多种可能存在的机制。

（1）Walsh^[12]认为，红树植物忍耐高浓度重金属的可能途径有：根或根表面不具毒性的金属硫化物的形成、组织去毒作用及根部排离子的机制等，或这三者同时起作用。但王文卿和林鹏^[11]的研究认为由于红树植物根系具有发达的通气组织，氧的输入速率往往超过根系生命活动的实际需求，结果使氧往根外扩散，因而根表面金属硫化物的形成是不可能的。

（2）细胞壁沉淀结合，液泡的区域化隔离

植物细胞壁可以结合大量的重金属，避免其进入细胞质空间中。植物细胞壁中的多种有机物能够为重金属提供结合位点。Nishizono 的研究^[18]发现 *Athyrium yokoscens* 的细胞壁中积累有大量 Zn、Cu 和 Cd，含量可达整个细胞总量的 70~90%。MacFarlane 和 Burchett（2000）^[19]认为白骨壤具有通过重金属离子与细胞壁上的多聚半乳糖醛酸和碳水化合物形成沉淀，降低细胞质中自由的金属离子浓度，阻止金属离子对植物正常代谢干扰的解毒机制。Olfa 在对亚麻的研究结果显示 Cd 污染情况下，植物根系细胞壁增厚，果胶交联度增加，使 Cd 分隔在细胞壁空间中，远离原生质^[20]。植物通过将重金属离子转运区隔入液泡中，降低了细胞质中重金属离子水平，也是提高重金属耐受性的重要机制。Wang^[21]在模拟烟草液泡中 Cd 的化学状态时发现，液泡内的 Cd 与无机酸根能形成磷酸盐沉淀，以降低 Cd 的毒性。Rauser 和 Ackerley^[22]在电子显微镜下观察到 Cd 在植物液泡中的结晶，更直接地证明了植物液泡对重金属元素的区域化作用。但是目前有关红树植物液泡等细胞器对重金属区域化的作用还未报道，作为木本高等植物的红树是否具有以上机制是值得研究与探讨的。

（3）抗氧化系统的增强

重金属胁迫下导致植物体内产生大量的活性氧自由基，容易引起膜脂过氧化。植物体内存在复杂的抗氧化防卫系统能够在一定程度上清除自由基保护细胞

不受损伤^[23]。吴桂荣^[24]的研究显示,在一定的 Cd 浓度范围内 ($0.5\sim 20\text{mg kg}^{-1}$),桐花树幼苗根和叶中 SOD、POD 活性均显著提高,表明桐花树幼苗对 Cd 有一定的抗性。杨盛昌^[25]和 Zhang 等^[26]的研究都发现红树植物耐受重金属胁迫与其抗氧化系统的增强有关。

(3) 红树植物对重金属污染物的耐性与其长期生长在高盐环境生理形态结构相适应有关。红树植物长期生长河口海岸潮间带高盐生境中,体内富含硫化物,单宁等,能与金属离子结合为难溶的物质或者络合物,降低了重金属的毒性^[10]; Fernandes^[27]认为盐生植物的耐盐机制使之对元素吸收具有高度选择性,这对防止红树植物根部吸入过多重金属元素有一定作用;一些泌盐红树植物还可通过叶片表面腺体分泌多余的重金属到体外。MarFarlane 等研究发现白骨壤幼苗在 $500\mu\text{g g}^{-1}$ Zn 处理下土培 7 个月,叶片中过剩的锌离子可以通过叶表面的盐生腺体和其他腺体以及具有腺体功能的表皮毛排除体外,减少体内的吸收量,从而减轻重金属锌对植株的毒害^[28]。陈荣华等^[14]认为红树植物根系中发达的凯氏带也可以减少根系对重金属离子的吸收。

(4) 还有一些学者探讨了红树根际区铁、锰氧化物的生物化学过程对红树植物吸收、累积重金属起着重要的作用。如 Che^[29]认为:红树植物根上极高的铁含量与根表铁膜的形成有关,而铁膜的形成是导致铜、锌在根部富集的原因。Machado^[30]通过对三种不同红树细营养根根表铁、锰氧化膜及元素体内分配的研究后发现:不同红树植物根系表面氧化铁、氧化锰数量不同;铁、锌在根表铁膜上的累积是减少向地上部分转移的主要机制,而锰则不受抑制。刘景春^[31]的研究也发现,根际区域与非根际区域相比较,可交换态及碳酸盐结合态 Cd 含量相对减少,而铁锰氧化物结合态、有机质—硫化物结合态 Cd 含量增加。此外重金属还可以影响根尖的结构从而改变根系泌氧程度,使根际环境如 Eh 状况,根际微生物组成, pH 等随之发生一系列的改变,并最终影响红树根系对重金属的吸收和运输^[32]。

1.2 重金属对植物结构的影响

1.2.1 重金属对植物根系形态结构的影响

对于大多数植物而言,根是生长发育所必须的重要器官,具有锚定植株、

吸收输导土壤中的水分养分、合成和储存营养物质等生理功能。此外某些特化的根例如红树的通气根还具有呼吸功能^[33]。其中根尖区域被认为是植物吸收物质的主要部位。大量的研究表明, 重金属能够显著影响根系的生长发育和结构。例如 Vitoria^[34]在对萝卜的研究中发现, Cd处理下, 萝卜根表皮细胞降解, 同时根毛的数量增加。 Kataerina^[35]对大麦幼苗进行了更精细的生理以及结构研究, Cd污染情况下, 根尖区域的 H_2O_2 增加, POD活性升高的同时, 根尖区域根毛数量增加, 原生木质部发育提前。这可能是Cd加速了这一类细胞的成熟。但是当外界重金属浓度过高时, 重金属毒害作用加强, 根毛的数量减少, 根被皮和外层的皮层细胞降解^[36-38]。表皮和外部皮层细胞的降解使更多的细胞暴露在重金属污染下, 根系毒害加剧。

还有一些研究报道, 重金属增加了根的直径, 根的伸长被抑制。例如 Maksimovic^[39]的研究发现, 生长在Cd污染条件下的玉米幼苗根系表现为长度短于生长在无Cd污染条件下的玉米, 但是宽度增加。Cd使皮层中的薄壁细胞增大, 扩大了皮层的厚度。皮层厚度的增加可能减少了径向水和溶质的吸收, 降低重金属的流入。外皮层细胞的大小以及中柱和维管组织并没有受到Cd的影响。与之相反的是, Lux^[40]比较不同柳树品种, 发现Cd高耐性型的柳树根系表皮、外皮层和内皮层所占根横截面积的比例大于Cd敏感型(皮层所占比例更大)的品种。

关于重金属对根中柱结构的影响目前还比较少。Schutzendubel^[41]的研究发现重金属镉促进了原生木质部的木质化进程。这表明重金属也能促进根中输导组织的成熟分化。但是也有研究显示, 重金属并没有显著的改变芦苇植物根系中柱结构的变化^[42]。这显示中柱在重金属抵御重金属胁迫中的作用具有物种之间的差异性, 还有待进一步的研究。中柱组织是根中重要的运输组织, 根系吸收的水分及其他矿物质元素通过中柱中的输导组织运到地上部, 木质部的装载被认为是金属运送到地上部的限速步骤^[43], 研究这一组织在重金属污染下的结构响应, 有利于进一步理解重金属的转运机制和植物在重金属污染条件下的响应策略。

1.2.2 重金属对根外皮层和内皮层的影响

内皮层, 外皮层是植物根系中重要的组织结构, 在植物对水分和养分的吸收调控, 抵御外界环境胁迫, 防止微生物的侵入, 提供机械的支持等方面发挥了重要的作用。

内皮层(endodermis)是皮层最内的一层细胞,细胞体积小,排列紧密整齐,细胞壁的上、下和径向常常有木质化和栓质化的加厚,从而形成一条环绕细胞一周的带状物,称为凯氏带(Casparian strip)。凯氏带透性很低,且与质膜紧密结合,因此阻止了水分和溶质自由通过细胞壁或者细胞间隙,只能通过内皮层细胞的质膜和原生质体(共质体)进入中柱细胞。由于质膜具有很强的选择透性,所以凯氏带的存在意义是可以选择性的让所需的水分养分进入体内,而将不需要的或有害物质抵挡在内皮层以外的地方,阻止其进入中柱并输送到植物体内其他地方,从而保证植物的正常生长。因此内皮层也是植物根系由质外体运输到共质体运输转换的媒介^[44]。内皮层的另一个作用是防止中柱中的离子的回流到皮层中的质外体空间^[45],这也保证了根压的持续存在,保证了植物的水分安全。在植物根系的发育过程中,内皮层的发育通常要经历两个阶段,少部分还会进入第三阶段。凯氏带的出现是内皮层发育的第一阶段,这一阶段内皮层细胞垂直于根表面的壁上产生木栓带。到了发育的第二阶段,栓质层(Suberin Lamellae)开始沉积在内部细胞壁中,栓质层主要包含软木脂(suberin)和少量的木质素(lignin)^[46, 47]。这一物质对水分和溶质的透性更低,内皮层的阻隔作用进一步加强^[48]。还有一些植物内皮层会发育到第三阶段,这一阶段内皮层细胞壁内侧会被厚的纤维素覆盖,通常还会木质化,功能一般为机械支持作用,径向水和溶质的运输已经基本丧失了^[49]。

外皮层(exodermis)是皮层最外一层或多层细胞,细胞体积较小,排列紧密整齐,细胞壁主要为纤维素组成,正常情况下可允许水分和溶质自由通过。但是当表皮结构受到破坏,外皮层细胞能够迅速增厚并栓化,从而替代表皮起保护组织的作用^[33]。有研究表明大多数高等被子植物外皮层细胞也存在不同发育程度的凯氏带^[50]。成分与内皮层中凯氏带相似,但是软木脂和木质素的含量要低于内皮层细胞壁^[43, 46, 47]。外皮层凯氏带经常占据整个细胞径向壁,在一些物种中还发现切向壁发育出凯氏带^[51, 52]。凯氏带的作用类似于内皮层中的凯氏带也是作为质外体运输的屏障。与内皮层的发育过程类似,外皮层也分不同的发育阶段^[53],并且容易受到环境条件的影响。例如,水培培养条件下,玉米根部凯氏带的发育程度就要比气培条件下低^[54]。外界的多种胁迫也会诱导外皮层的产生,例如高盐条件下,棉花被诱导产生外皮层^[55]。Cruz 在对高粱作物抗干旱胁迫下的研究发现,内皮层以及外皮层距离根尖的距离都缩短了^[56]。但是某些豆科植物并没有明显的结构

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库